Wing Folding in Caddis Flies and Moths (Insecta, Phryganeida, Papilionida). Grodnitsky D. L.— Vestn. zool., 1991, N 5.— Results of a comparative study of wing morphology and flying movements in caddis flies and moths. The principal possible ways of hind wing folding evolution are suggested. The structure, nomenclature, functions and primary fold state are discussed.

УДК 591.483:591.46:599.537

О. В. Нечаева

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ГЕНИТАЛИЙ САМОК КИТООБРАЗНЫХ

Проблема нервной регуляции воспроизводства, являющаяся важнейшей в репродуктивной биологии, требует для своего решения глубоких знаний морфологии нервного аппарата органов половой сферы. На протяжении ряда лет мы занимаемся исследованием морфологического субстрата нервной регуляции воспроизводства у самок морских млекопитающих. Сведения по этому вопросу в литературе практически отсутствуют. В то же время нет сомнения в том, что для глубокого понимания основных черт поведения и жизнедеятельности таких специализированных животных как китообразные, подобные знания необходимы.

Предметом настоящего исследования являлась морфология интрамуральной нервной системы внутренних гениталий, а в ряде случаев и анатомия источников иннервации. В представленной работе сделана попытка обобщить и проанализировать сведения, полученные при изучении иннервации внутренних половых органов самок 4 видов китообразных (*Delphinus delphis* L., *Phocaena phocaena* L., *Tursiops truncatus* M., *Delphinapterus leucus* Pal.). Для выявления интраорганных нервных структур была применена классическая импрегнационная методика Бильшовского—Грос в различных модификациях.

Анализ полученных данных свидетельствует о наличии архаических черт организации нервного аппарата репродуктивной системы исследованных животных. Это прежде всего отсутствие в составе интраорганного нервного сплетения инкапсулированных рецепторов и преобладание в нем примитивно устроенных диффузных поливалентных окончаний, рыхлое строение интрамуральных ганглиев и наличие в последних значительного количества малодифференцированных нейронов, а также рассыпной тип строения тазового сплетения — основного источника иннервации внутренних гениталий. Представление об указанных чертах строения нервной системы как о филогенетически более ранних отражено во многих морфологических работах.

Материалы сравнительных нейро-морфологических исследований свидетельствуют, что у низших позвоночных рецепторные структуры имеют упрощенное строение. На определенных этапах филогенеза основным рецепторным аппаратом является поливалентный древовидно-ветвящийся рецептор. На высших этапах филогенеза в процессе расщепления и дифференциации рецепторных систем появляются новые формы чувствительных нервных окончаний (кустики, клубочки), имеющие, по-видимому, специализированные функции в соответствии с новыми экологическими условиями (Победоносцев, 1953; Гилинский, 1958).

Та же тенденция к преобразованию рецепторных форм из диффузных в более компактные образования имеет место и в онтогенезе. Ряд исследователей отметили усложнение чувствительных нервных окончаний различных органов в постнатальном периоде (Долго-Сабуров, 1949; Куприянов, 1959; Колосов, 1954 и др.).

Очевидно, эта тенденция диффузных сплетений к концентрации в более компактные соединения является отражением общей закономерности эволюционного развития нервной системы (Лашков, 1963).

Вместе с тем при всем многообразии рецепторных структур можно заметить, что в основе строения даже самых крайних форм лежит один и тот же морфологический принцип: распад осевых цилиндров на тончайшие терминали, которые стелются по иннервируемому субстрату. В основе указанного явления лежит тенденция нервных волокон к увеличению площади их соприкосновения с иннервируемыми тканями. Эволюция же рецепторных форм от простейших к более сложным, как уже отмечалось, шла по пути концентрации терминальных нитей, объединения их в более компактные структуры и организации здесь специализированных трансформирующих структур. В результате, начиная с рептилий, возникают и получают распространение более сложные типы нервных окончаний — инкапсулированные рецепторы. Таким образом, обеспечивался новый и более совершенный вид локализованной чувствительности, позволяющий организму адекватно реагировать на многообразие раздражителей внешней и внутренней среды.

Согласно нашим данным, во внутренних гениталиях самок китообразных отсутствуют инкапсулированные нервные окончания, что свидетельствует о чертах архаичности в организации чувствительного звена интраорганной нервной системы исследованных органов. Наиболее распространенной формой рецепторов половой сферы самок китообразных являются кустиковидные окончания различной степени сложности. Мы обнаружили как примитивно устроенные арборизации с небольшим числом ветвлений и значительной протяженностью терминальных нитей, так и сравнительно сложно устроенные кустиковидные рецепторы компактного типа. При определении функции этих рецепторов мы учитывали функциональные особенности того органа, в котором они локализованы. Так, большинство рецепторов полых органов генитальной системы, по-видимому, реагируют на растяжение стенок этих органов, т. е. являются механорецепторами (рис. 1, *2*).

Наличие в гениталиях двух морфологически различных типов окончаний (диффузных и компактных) отвечает представлениям некоторых морфологов и физиологов о существовании разлитой и локализованной чувствительности (Лашков, 1963; Куприянов и др., 1973). Вероятно, компактные окончания, как более высоко организованные и оформленные аппараты воспринимают локализованную чувствительность, тогда как диффузные, менее дифференцированные, приспособлены для восприятия разлитой чувствительности.

Характерной особенностью большинства обнаруженных нами рецепторов является их поливалентность. Как правило, поливалентные рецепторы носят характер сосудисто-тканевых, являясь разновидностью трофорецепторов (Куприянов и др., 1973).

Вместе с тем существует точка зрения (Заварзин, 1941; Плечкова, 1948) о том, что поливалентные рецепторы являются филогенетически более древними и, вероятно, более примитивными по своей функции рецепторными системами. Они приспособлены для поддержания прессорных реакций, которые имеют место у низших животных и плодов млекопитающих, и постепенно заменяются депрессорными реакциями, а также соответствующими рефлекторными механизмами. В связи с этим в процессе эволюционного развития организмов внутренние органы обогащались более разнообразными в структрном и функциональном отношении чувствительными аппаратами. Обнаружение нами большого количества поливалентных рецепторов нужно рассматривать, таким образом, как еще одно доказательство выдвинутого ранее тезиса об архаичности афферентного звена иннервации половой сферы самок китообразных.

В составе интраорганных нервных сплетений матки и вагины мы обнаружили большое количество нервноклеточных элементов. При этом

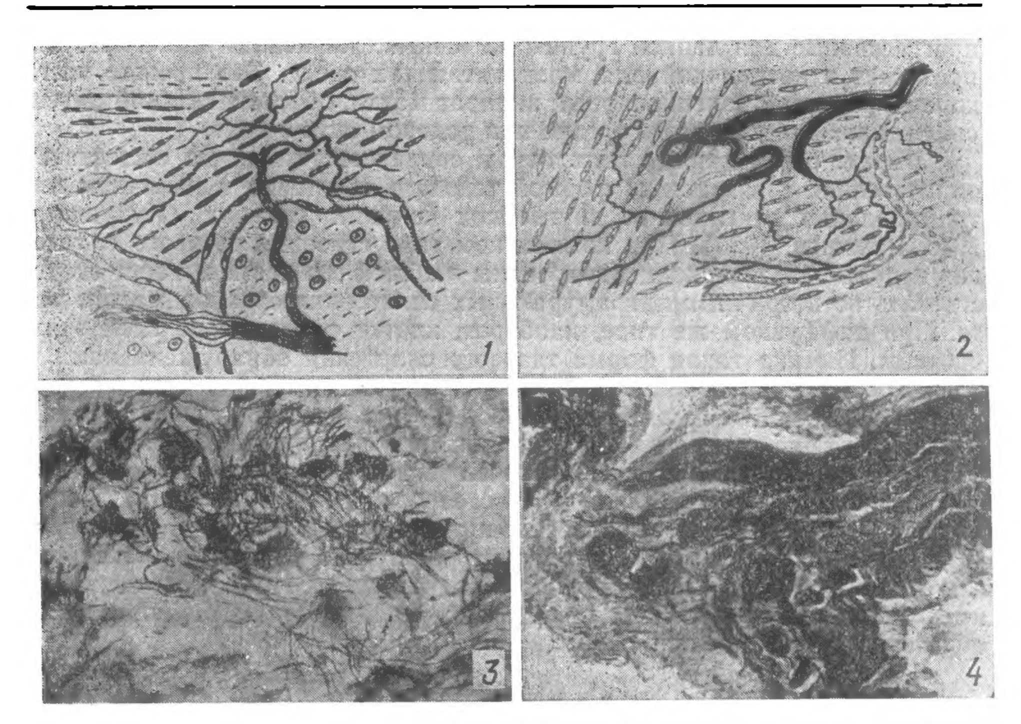


Рис. 1. Обширный стелющийся кустик в межмышечном нервном сплетении влагалища морской свиньи (рисунок с препарата, ×140).

Рис. 2. Кустиковидное афферентное окончание поливалентного типа в нервном сплетении миометрия обыкновенного дельфина (рисунок с препарата, ×200).

Рис. 3. Нервный узел в адвентициальном нервном сплетении вагинальной стенки белухи (импрегнация по Бильшовскому—Гросс, микрофото, ×140).

Рис. 4. Нервный узел в межмышечном нервном сплетении матки афалины (импрегнация по Бильшовскому—Гросс, микрофото, ×200).

нужно отметить, что если наличие ганглиозных элементов в вагинальной стенке млекопитающих является закономерным, то нервные узлы в составе нервного сплетения матки не описаны больше ни у одного вида млекопитающих. Исследуя морфологию утеро-вагинальных ганглиев, мы обнаружили ряд структурных особенностей. Прежде всего обращает на себя внимание рыхлое строение интрамуральных ганглиев, не компактное расположение нейронов в них. Кроме того, в состав нервных узлов, наряду с дифференцированными нейронами, входит большое количество нервных клеток типа нейробластов. Это наблюдение нужно, по-видимому, рассматривать в свете данных литературы о способности вегетативных нейронов взрослых животных к делению (Зорина, 1965). Таким образом, очевидно, обеспечивается замена клеток, пострадавших при патологических состояниях организма (рис. 3, 4).

С другой стороны, данные сравнительно-морфологических исследований вегетативных ганглиев (Соколов, 1949; Колосов, 1954) свидетельствует о том, что диффузный характер интрамуральных сплетений и образованных ими ганглиев характерен для низших позвоночных. Отмечено, что чем ниже стоит животное на филогенетической лестнице, тем большее количество малодифференцированных нейронов входит в состав его вегетативных ганглиев. Применительно к нашим данным это является свидетельством архаичности устройства утеро-вагинальных ганглиев китообразных.

Наряду с перечисленными выше архаичными чертами мы обнаружили также некоторые структурные особенности вегетативной нервной системы гениталий китообразных, которые можно рассматривать как

прогрессивные для данной группы животных, жизненный цикл которых протекает в нетипичной для млекопитающих среде. Это прежде всего хорошо развитый ганглионарный аппарат матки, обеспечивающий интенсификацию функции этого органа при родовом акте в воде.

Вместе с тем данные литературы свидетельствуют, что существует определенная связь между формой тазового сплетения и наличием интрамуральных ганглиев во внутренних половых органах (Кукушкин, 1935, Рахишев, 1960). При компактном типе строения тазового сплетения нервные клетки сконцентрированы в общей его части и могут отсутствовать во вторичных интрамуральных сплетениях органов малого таза. При диффузном же типе, наоборот, клетки рассеяны по всем этим органам. Именно такая форма тазового сплетения обнаружена нами у исследованных животных и характерна, по-видимому, для всех китообразных. Результаты эмбриологических исследований лаборатории А. С. Леонтюка свидетельствуют о том, что дисперсный тип строения вегетативной нервной системы типичен для водных млекопитающих, а в области тазового сплетения достигает особой выраженности (Леонтюк и др., 1978). В результате формируется множество микроганглиев, которые выполняют роль местных центров нервной регуляции, обеспечивая особенности функционирования в водной среде. Иными словами, мы имеем дело с исходно примитивной структурой, которая в данном случае обеспечивает специализацию функции.

Беляев Е. И. Современное состояние вопроса об иннервации матки и влагалища // Акушерство и гинекология.— 1941.— № 2.— С. 1—5.

Гилинский Е. Я. Материалы по морфологии рецепторного аппарата желудка позвоночных.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958.— 90 с.

Долго-Сабуров Б. А. Иннервация вен.— М.: Медгиз, 1958.— 312 с.

Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы.— М.; Л.: Медгиз, 1941.— 379 с.

Зорина А. А. Материалы к морфологии афферентной иннервации влагалища и матки: Автореф. дис. ... канд. мед. наук.— Л., 1965.— 30 с.

Колосов Н. Г. Иннервация внутренних органов и сердечно-сосудистой системы.— М.; Л.: Изд-во АМН СССР, 1954.— 264 с.

Кукушкин А. К. К анатомо-топографической характеристике франкенгейзеровского сплетения // Акушерство и гинекология.— 1935.— **11**, кн. 1.— С. 15—22.

Куприянов В. В. Нервный аппарат сосудов малого круга кровообращения.— М.: Наука, 1959.— 182 с.

Куприянов В. В., Зяблов В. И., Мотавкин П. А., Ткач В. В. Новое в учении о связях спинного мозга.— М.: 1973.— 236 с.

Лашков В. Ф. Иннервация органов дыхания.— М.: Медгиз, 1963.— 248 с.

Леонтюк А. С., Большова Е. И., Дечко В. М., Слука Б. А. Дисперсный тип строения вегетативной нервной системы в эмбриогенезе китообразных // Структурно-функциональная организация вегетативных ганглиев.— Минск: Наука и техника, 1978.— С. 90—91.

Плечкова Е. К. Чувствительная иннервация мочевого пузыря // Морфология чувствительной иннервации внутренних органов.— М.: Изд-во АН СССР, 1948.— С. 163—180.

Победоносцев А. П. О рецепторах пищеварительного тракта анамний // Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953.— С. 98—106.

Рахишев А. Р. К морфологии тазового сплетения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Караганда, 1060.— 26 с.

Институт зоологии АН УССР (252601 Киев) Получено 21.03.90

Структурні особливості вегетативної нервової системи геніталій самок китоподібних. Нечаєва О. В.— Вісн. зоол., 1991, № 5.— Аналіз даних по інервації внутрішніх геніталій самок дельфінових дозволив виявити прогресивні і архаїчні риси в будові вегетативної нервової системи статевої сфери. Відмічено, що спеціалізація функції може бути забезпечена початково примітивною структурою.

Structural Peculiarities of the Dolphin Female Genitalia Vegetative Nervous System. Nechaeva O. V.— Vestn. zool., 1991, N 5.— Internal female genitalia innervation allowed suggesting progressive and archaic features in reproductive organs vegetative nervous system structure. As pointed out, functional specialization might be provided by an initially primitive structure.